

Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie und Ontogenese der Fledermäuse

Von

HANS ENGLÄNDER, Köln

(Mit 8 Abbildungen)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Köln

Durch die Veröffentlichungen von Eisen tra ut (1936, 1937a, 1937b) sind wir über die Fortpflanzungsbiologie der Fledermäuse verhältnismäßig gut unterrichtet. Im folgenden sollen einige Beobachtungen, die geeignet sind, noch einige Lücken zu schließen, mitgeteilt werden.

Paarungsbiologie

Ein in Gefangenschaft vom 10. Lebenstag an aufgezogenes *Myotis myotis*-♂ war im ersten Lebensjahr zahm und zutraulich; es kam von selbst auf die Hand, um sich füttern zu lassen. Nach der Fütterung blieb es längere Zeit ruhig in der Hand liegen, wobei es schnurrende Geräusche hervorbrachte. Wenn der Käfig geöffnet wurde, verließ es ihn selbständig, flog im Zimmer umher, kehrte aber immer wieder in seine Behausung zurück.

Im Sommer des 2. Lebensjahres änderte sich sein Verhalten vollkommen. Das Tier wurde scheuer und ließ sich nicht mehr aus dem Käfig nehmen, ohne kräftig zu beißen. Stundenlang lief es bei Tage im Käfig umher und schrie mit durchdringender Stimme, während es früher tagsüber meist geschlafen hatte. Am 25. 8. wurde ihm ein ♀ zugesellt. Das Tier war vorher mehrere Tage lang gefüttert worden und fraß selbständig, so daß anzunehmen war, daß es sich an die Gefangenschaftsverhältnisse gewöhnt hatte. Kurz nachdem die Tiere zusammengebracht worden waren, stürzte sich das ♂ erregt auf das neu hinzugekommene ♀, ohne es jedoch zu beißen. Während sich das ♀ ruhig verhielt, lief das ♂ unruhig im Käfig hin und her und schrie unaufhörlich. Dabei trat aus den Drüsen der Oberlippe ein Sekret in gelben Tröpfchen aus. Dieses Sekret wurde beim Umherlaufen an der Käfigwand abgerieben. Nach kurzer Zeit stürzte es sich erneut auf das immer noch ruhig liegende ♀, und die Begattung erfolgte mehrere Male schnell hintereinander. Sie fand vom Rücken her statt, wobei das ♀ die Schwanzflughaut etwas anhob. Ein Beißen des ♂ konnte nicht beobachtet werden. Dieser Begattungsmodus scheint bei allen Fledermäusen der normale zu sein (*Eptesicus serotinus* - Rollinat und Trouessart 1896, *Rhinolophus hipposideros* - Engländer 1939, *Myotis myotis* - Eisen tra ut 1949, *Rousettus collaris* - Wunderlich 1891). Kopulationen in der gleichen Weise vom Rücken her konnten mehrere Male auch mit einem zweiten ♀ beobachtet werden. Während bei den ersten Paarungen beim

♀ keine gelben Sekrettröpfchen an der Oberlippe beobachtet werden konnten, zeigten sich später auch bei diesem solche Ausscheidungen und wurden in derselben Weise, wie es auch beim ♂ der Fall war, an der Käfigwand abgerieben. Die Sekretausscheidungen traten auch, und zwar besonders intensiv, bei gerade erwachenden Tieren auf.

Das Verhalten des ♂ änderte sich nach den Begattungen insofern, als es jetzt wieder sehr oft im Zimmer umherflog, während es früher sehr träge war. Auf das Futtergefäß stürzte es sich sofort, wenn es gefüllt hingestellt wurde und fraß die Mehlwürmer schon im Moment der Landung. Angriffslustig ist es geblieben; es springt aus einiger Entfernung auf die sich nähernde Hand und beißt so kräftig hinein, daß man es aus dem Käfig ziehen kann. Die ♀ waren ruhiger und nicht so beißlustig wie das ♂.

Geburt der Jungen

Bei *Myotis myotis* (Bechstein) konnten zwei Fehlgeburten und eine normale Geburt beobachtet werden. Im großen und ganzen wurden dieselben Vorgänge festgestellt, die E i s e n t r a u t (1936, 1937b) für *Plecotus auritus* (L.) beschrieben hat. Das ♀ lief zuerst unruhig im Käfig umher, verharrte oft längere Zeit auf dem Boden, wobei wehenartige Bewegungen beobachtet werden konnten. Dann hing es sich in anomaler Stellung, Kopf nach oben, an der Seitenwand des Käfigs auf. Die Wehen gingen in dieser Stellung weiter. Der Schwanz, der sonst eingeklappt getragen wird, war dauernd stark angehoben. Nach 2—3 Stunden wurde das Junge bei der Normalgeburt ziemlich schnell in Steißlage in die Schwanzflughaut geboren. Bei den Fehlgeburten ging ziemlich viel Blut mit ab, so daß das herumlaufende ♀ schon vor der Geburt Blutspuren hinterließ. Der eigentliche Geburtsvorgang dauerte länger als bei der Normalgeburt. Die Scheide wurde oftmals geleckt, Teile des Hinterkörpers des austretenden Embryos gefressen. Das Ausstoßen der Nachgeburt konnte nicht beobachtet werden; in einem Fall wurde sie später im Käfig gefunden.

Einige Daten zur embryonalen Entwicklung der Fledermäuse

S p i l l m a n n (1925) hat Untersuchungen über die embryonale Entwicklung von *Myotis myotis* mit besonderer Berücksichtigung des Flugapparates veröffentlicht. Leider werden in dieser Arbeit fast keine Maße der untersuchten Foeten mitgeteilt.

Durch Zufall kam ich in den Besitz von drei *Myotis myotis*-Embryonen, deren Tragzeiten genau bekannt waren. Bei drei ♀, die am 11. 2., am 18. 2. und am 27. 3. aus ihrem Winterquartier genommen wurden, kam es zu Fehlgeburten. Die Zeit vom Erwachen des Elterntieres aus dem Winterschlaf bis zur Geburt betrug für die erhaltenen Foeten E₁ 42 Tage, E₂ 46 Tage, E₃ 40 Tage. Nach den Berechnungen von C a f f i e r und

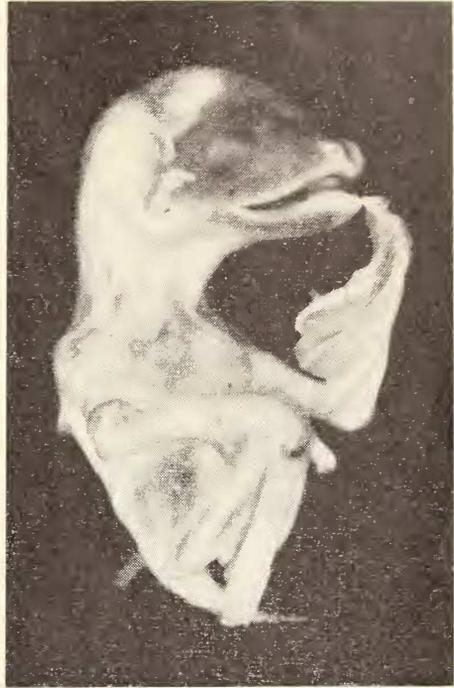
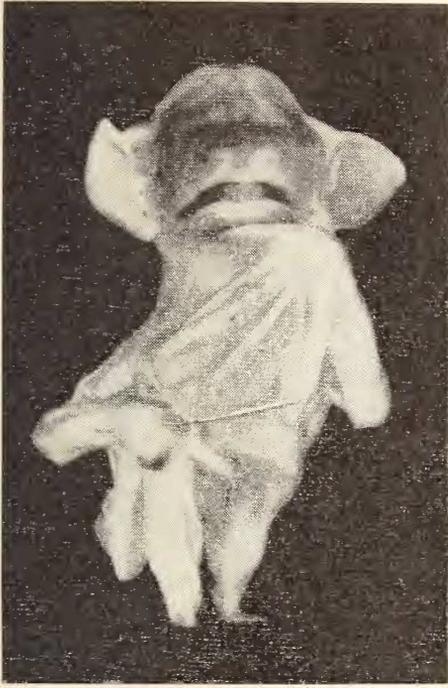


Abb. 1 und 2: *Myotis myotis* — Embryo, Austragezeit ca. 28 Tage.



Abb. 3: *Myotis myotis* — Embryo, Austragezeit ca. 32 Tage.



Abb. 4: *Pipistrellus pipistrellus*, 2 Tage alt.

Kolbow (1934), die als Zeit für die Entwicklung des Eies bis zur Nidation 14 Tage angeben, betragen die Austragezeiten für E₁ 28 Tage, für E₂ 32 Tage und für E₃ 26 Tage. Bei allen drei Embryonen waren die Milchzähne noch nicht durchgebrochen, aber durch die dünne Schleim-

haut gut sichtbar. Die Anordnung war die gleiche, wie sie E i s e n t r a u t (1937b) und S p i l l m a n n (1927) angeben: id 2/3 cd 1/1 md 2/2.

Bei den Tieren fällt der im Verhältnis zum Körper sehr große Kopf mit der drüsenreichen Mundpartie auf (Abb. 1, 2, 3). Die Maße der Embryonen zeigt Tabelle I. Zum Vergleich sind die Messungen von einem toten,

Tabelle I

Absolute Maße in mm

<i>Myotis myotis</i>	E ₁	E ₂	E ₃	1. Tag	10 Tage ?
Gesamtlänge	21	32	33	55	74
Kopf - Rumpf	18	28	29	43	51,5
Schwanz	3	4	4	12	22,5
Kopflänge	10,5	12,5	12,5	15	19,5
Oberschenkel	—	4	4	10	12
Unterschenkel	—	6	6	12	15
Oberarm	4	6	7	12	25
Unterarm	7	11	12	20	33
1. Finger	2	3	3,5	7	8
2. Finger	4	7	7,5	13	24
3. Finger	7	11,5	13	24	43
4. Finger	6	10,5	11,5	19	35
5. Finger	6	10	11	19	34,5
Ohr	4,5	7	8	10	13
Tragus	1	2	2	3,5	5
Flügelänge	17	28	35	65	97

1 Tag alten und von einem ca. 10 Tage alten toten Jungtier mitangeführt. Bei einer normalen Austragezeit von 50—54 Tagen (E i s e n t r a u t 1936) könnte der Größenunterschied von E₁ (28 Tage) und E₂ (32 Tage) der Normalentwicklung entsprechend sein. Merkwürdig ist aber, das E₃ trotz kürzester Entwicklungszeit (26 Tage) die größten Maße zeigt. E i s e n t r a u t (1937 a) konnte nachweisen, daß die Embryonalentwicklung um so mehr verzögert wird, je niedriger die Raumtemperatur ist. Das schnellere Wachstum von E₃ kann aber in unserem Fall nicht auf eine verschiedene Umgebungstemperatur zurückgeführt werden, da alle Elterntiere unter den gleichen Bedingungen bei Zimmertemperatur in geheiztem Raum gehalten wurden. Die Tiere kamen aber zu verschiedenen Zeiten in Gefangenschaft: Das Elterntier von E₁ am 11. 2., von E₂ am 18. 2. und von E₃ am 27. 3. Es besteht die Möglichkeit, daß das am 27. 3. gefangene Tier infolge der warmen Frühjahrstage schon früher einmal aus dem Winterschlaf erwacht war, und daß die Entwicklung des Embryos bereits begonnen hatte. Diese Vermutung gewinnt an Wahrscheinlichkeit durch die Beobachtung, daß schon am 23. 3. an dem gleichen Ort eine zwar noch schlecht fliegende Zwergfledermaus im Freien festgestellt werden konnte.

Das postembryonale Wachstum einiger Fledermausarten

Für das Wachsen nach der Geburt liegen Angaben von E r n a M o h r (1932) und Wachstumskurven von R y b e r g (1947) für *Nyctalus noctula* (Schre-

ber) vor. Die Messungen von Erna M o h r stammen von verschiedenen Tieren, die während der Aufzucht gestorben waren. Sie haben den Vorzug der Genauigkeit, da sie am toten Tier genommen wurden. Aber nach Angaben der Autorin war die Entwicklung der eingegangenen Tiere nicht ganz normal, da rachitische Verbiegungen besonders der Vorderextremitäten aufgetreten waren. In den Kurven R y b e r g s von in Gefangenschaft aufgezogenen Tieren fehlen die Messungen der für die Fledermäuse charakteristischen, stark verlängerten Vorderextremitäten.

Zur Ergänzung dieser Befunde möchte ich meine Zahlenangaben trotz ihrer Lückenhaftigkeit veröffentlichen, wobei ich mir bewußt bin, daß die am lebenden Tier gewonnenen Werte nicht so exakt sind wie die vom toten herrührenden.

Nyctalus noctula (Schreber)

In der folgenden Tabelle II sind einige Messungen zusammengestellt, die bei der Aufzucht von zwei Abendseglern gewonnen werden konnten. Die Angaben für Gewicht, Totallänge und Unterarm fallen in die Kurven von R y b e r g hinein, so daß auch die übrigen Angaben der Norm entsprechen dürften, besonders, da beide Tiere voll flugfähig wurden und die gefundenen Werte für beide fast identisch waren. In der Tabelle sind daher nur die Messungen von einem Tier aufgenommen worden.

Tabelle II

Absolute Maße in mm, Gewicht in g

<i>Nyctalus noctula</i>	1. Tag	8 Tage	23 Tage	2 Monate
Gewicht	—	7	13,5	38
Totallänge	47	74	102	119
Schwanz	12	20	32	39
Oberschenkel	6	10	12	16
Unterschenkel	9	13	15	20
Oberarm	8	17	20	33
Unterarm	15	29	45	55
Spannweite	90	150	230	320
5. Finger	14	20	38	58
4. Finger	15	23	42	77
3. Finger	18	28	55	95

Die Gesamttragzeit betrug 85 Tage; die Jungen wurden am 27. 4. gegen 15 und 17 Uhr von einem Elterntier geboren. Beide Tiere waren ♂. Die Augen öffneten sich am 5. 5., also am 9. Tag. Bei den Tieren Erna M o h r s wurde dieser Vorgang erst später beobachtet. Die ersten Flugversuche machten die Jungen am 34. Lebenstag. Mit 45 Tagen waren sie voll flugfähig. Da die Tiere jeden Abend in einem langen Gang — ein normales Zimmer ist für den rasanten Flug des Abendseglers zu klein — fliegen konnten, behielten sie ihre Flugfähigkeit bei. Sie entflohen nach 3 Mona-

ten, als aus Versehen ein Fenster nicht geschlossen worden war. Zur Vermeidung von rachitischen Wachstumsstörungen bekamen sowohl das

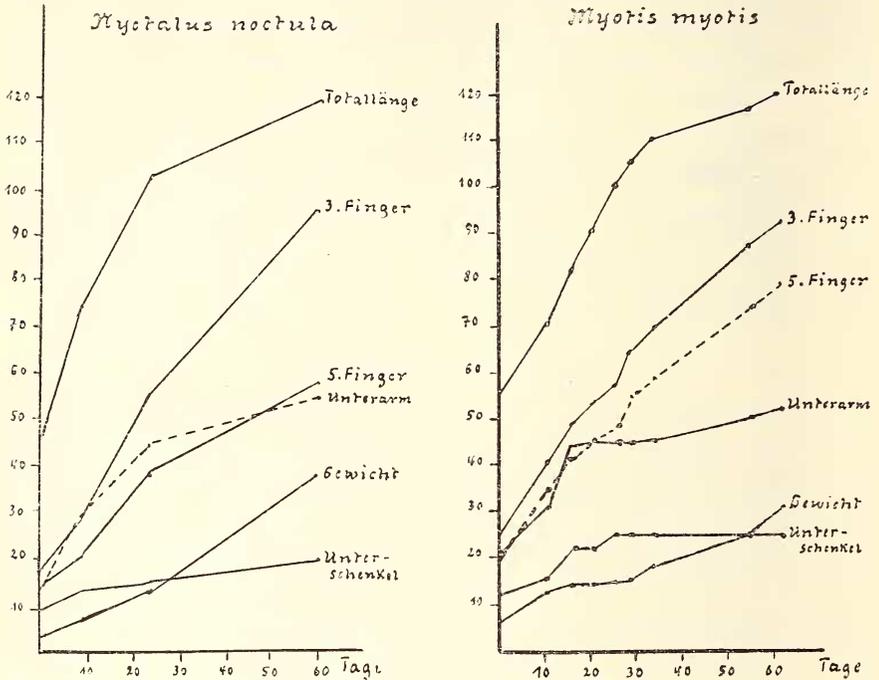


Abb. 5 und 6: Wachstumskurven

Elterntier als auch die Jungtiere, nachdem sie selbständig fraßen, Vigantol als Futterzusatz. (In der Tabelle II sind die Daten für ein eben geborenes Tier aus der Arbeit M o h r s übernommen worden).

Myotis myotis (Bechstein)

Über die Jugendentwicklung des Mausohres scheinen in der Literatur keine Angaben vorzuliegen. Aus diesem Grund sollen im folgenden die Messungen eines in Gefangenschaft aufgezogenen Jungtieres folgen, obwohl sein Geburtsdatum nicht genau feststeht. Es dürfte aber ungefähr 10 Tage alt gewesen sein, als es mit dem Muttertier am 9. 7. gefangen wurde. Die Augen waren schon geöffnet. Das Junge wurde bis zum 29. 7. von der Mutter gesäugt. Vom 20. 7. an bekam es als Beifutter ausgequetschte Mehlwürmer mit Vigantolzusatz. Am 30. 7. fraß es kleine ganze Mehlwürmer. Vom 37. Lebenstag an machte es Flugversuche, und vom 45. Tag an flog es selbständig, wenn auch noch unbeholfen, im Zimmer umher.

Das Tier konnte fast zwei Jahre lang in Gefangenschaft gehalten werden (s. Abschnitt Paarungsbiologie). Das Wachstum ist in Tabelle III

aufgezeichnet. Außerdem enthält diese Tabelle die Maße eines gerade geborenen, ausgetragenen, toten Jungtieres.

Tabelle III

Absolute Maße in mm, Gewicht in g

<i>Myotis myotis</i>	1 Tag	♂ 10 Tg.	16 Tg.	20 Tg.	25 Tg.	28 Tg.	33 Tg.	54 Tg.	61 Tg.	141 Tg.
Gewicht	6	12,5	14	14	14,5	15	18	25	30	31
Totallänge	55	70	81	90	100	105	110	117	120	120
Oberschenkel	10	12	14	15	15	15	16	17	17	17
Unterschenkel	12	15	22	22	25	25	25	25	25	25
Oberarm	12	25	30	30	32	32	32	34	34	34
Unterarm	20	30	44	45	45	45	45	50	52	52
Flügelänge	65	93	105	120	132	135	135	150	150	162
Spannweite	145	205	250	270	270	280	290	330	350	380
5. Finger	19	34	41	45	47	53	58	73	78	80
4. Finger	19	35	45	49	53	58	65	77	80	83
3. Finger	24	40	49	53	57	64	69	87	92	95

Pipistrellus pipistrellus (Schreber)

Für das postembryonale Wachstum der Zwergfledermaus gilt dasselbe wie für *Myotis myotis*; Wachstumsmessungen sind nicht bekannt. Von einem trächtigen Zwergfledermausweibchen wurde am 18. 7. in Gefangenschaft ein weibliches Jungtier geboren. Die Tragzeit kann nicht angegeben werden, da das Elterntier nach dem Erwachen aus dem Winterschlaf gefangen wurde und somit die Embryonalentwicklung schon begonnen hatte. Das gerade geborene Jungtier war fast nackt, die Haut stark runzelig (Abb. 4). Das Junge wurde bis zum 40. Tag von der Mutter gesäugt und erhielt vom 35. Tag an ausgequetschte Mehlwürmer mit Vigantolzusatz als Beifutter. Die Augen öffneten sich zwischen dem 7. und 9. Tag. Nach 43 Tagen machte die junge Fledermaus die ersten Flugversuche und flog

Tabelle IV

Absolute Maße in mm, Gewicht in g

<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	♀ 2 Tg.	10 Tg.	16 Tg.	30 Tg.	36 Tg.	44 Tg.	♀ adult
Gewicht	0,8	1,5	2,0	2,5	3,5	4,0	6,5
Totallänge	30	40	41	55	57	62	72
Schwanz	0,7	1,2	1,7	2,3	2,3	2,5	2,5
Oberschenkel	—	5	6	7	8	10	12
Unterschenkel	5	7	9	10	12	12	13
Oberarm	—	10	10	12	12	15	21
Unterarm	10	16	20	22	28	29	31
Spannweite	70	100	125	153	165	178	200
5. Finger	6	12	20	23	25	32	37
4. Finger	6	11	25	25	27	35	45
3. Finger	10	17	27	30	32	44	53

aus ihrem Käfig auf den Boden des Zimmers. Die Weiterentwicklung konnte nicht beobachtet werden, da das Tier am 44. Lebenstag starb. In der Tabelle IV sind die Maße eines adulten ♀ zum Vergleich mit angegeben.

Vergleichende Betrachtung der Wachstumskurven

Die Kurve für die Gesamtlänge (Abb. 5, 6, 7) steigt bei *Myotis myotis* bis zum 30. Tag geradlinig steil an, um dann flacher zu werden. Das Wachstum ist mit ungefähr 60 Tagen abgeschlossen. Nach den Angaben von R y b e r g (1947) ist *Nyctalus noctula* mit 45 Tagen ausgewachsen. Aus seinen Kurven geht hervor, daß bei dieser Art nach ungefähr 30 Tagen eine leichte Wachstumsverlangsamung auftritt. *Pipistrellus pipistrellus* zeigt einen flacheren Verlauf der Längenwachstumskurve ohne deutliche Veränderung der Wachstumsintensität. Die Kurve des Unterarmwachstums steigt bei *Myotis myotis* bis zum 15. Tage steil an. Von diesem Termin an wächst der Vorderarm nur noch langsam weiter. Das Vorderarmwachstum bei der Zwergfledermaus verhält sich ähnlich. Bei *Nyctalus noctula* beginnt das Nachlassen der Wachstumsintensität des Vorderarms mit ungefähr 25 Tagen. Während die Kurven für Oberarm, Unter- und Oberschenkel nur wenig ansteigen, ist das Wachstum der Fingerglieder bis zum Abschluß der Jugendentwicklung äußerst intensiv.

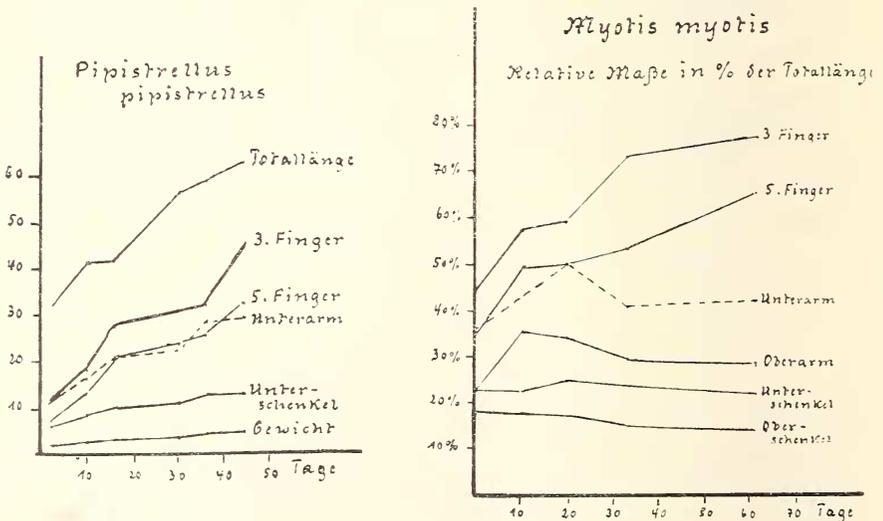


Abb. 7 und 8: Wachstumskurven

Relative Wachstumskurven (Abb. 8)

Die relativen Werte in Beziehung zur Totallänge sind für alle untersuchten Arten sehr ähnlich, so daß hier nur die Kurven von *Myotis myotis* gebracht werden sollen. Diese bringen deutlich das starke Zurückbleiben

der Hinterextremität gegenüber dem rapiden Wachstum der Finger zur Anschauung. Im einzelnen zeigt die Kurve des Oberschenkels einen mehr oder weniger isometrischen Verlauf, bei *Myotis myotis* verläuft sie schwach negativ allometrisch. Ähnlich verhält sich der Unterschenkel, während der Verlauf der Kurve des Unterarmes für alle Arten positiv allometrisch ist. Die Wachstumsintensität des 3. Fingers ist für die untersuchten Formen ungefähr gleich. Das trifft aber nicht für den 5. Finger zu. Diese Unterschiede werden besonders deutlich, wenn man die Werte des 5. Fingers in % zu denjenigen des 3. ausdrückt. Man erhält dann folgende Zahlen:

Myotis myotis

1 Tag	10 Tage	16 Tage	20 Tage	33 Tage	61 Tage
80 ⁰ / ₀	85 ⁰ / ₀				

Nyctalus noctula

1 Tag	8 Tage	22 Tage	60 Tage
78 ⁰ / ₀	71 ⁰ / ₀	69 ⁰ / ₀	61 ⁰ / ₀

Pipistrellus pipistrellus

2 Tage	10 Tage	16 Tage	30 Tage	44 Tage	adult
60 ⁰ / ₀	74 ⁰ / ₀	74 ⁰ / ₀	76 ⁰ / ₀	74 ⁰ / ₀	70 ⁰ / ₀

Daraus ergibt sich, daß das Wachstum des 3. und 5. Fingers bei *Myotis myotis* und *Pipistrellus pipistrellus* gleichmäßig verläuft, besonders vom 10. Tag an, während bei *Nyctalus noctula* für den 5. Finger eine starke negative Allometrie festgestellt werden kann. Außerdem läßt sich aus den Werten ersehen, daß die großen Arten breitflügelig geboren werden. Diese Breitflüglichkeit bleibt bei *Myotis myotis* während der Jugendentwicklung erhalten, während *Nyctalus noctula* allmählich schmalflügeliger wird. *Pipistrellus pipistrellus*, welche als ausgewachsenes Tier im Flügelbau ziemlich in der Mitte zwischen *Myotis* und *Nyctalus* steht, wird schmalflügelig geboren, um im weiteren Verlauf der Entwicklung breitflügeliger zu werden.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Fledermäuse infolge der für Kleinsäugetiere langen Tragzeit von 7—8 Wochen bei der Geburt schon einen verhältnismäßig weit fortgeschrittenen Entwicklungsgrad erreicht haben. Die Hinterextremität ist gut ausgebildet und funktionsfähig. Ihr Wachstum folgt daher mehr oder weniger isometrisch dem Körperwachstum. Die hohe Differenzierung der Vordergliedmaßen hat ein stark positiv allometrisches Wachstum dieser Körperteile zur Folge, welches besonders die Finger betrifft, deren Wachstumsintensität aber verschieden groß ist, je nach dem ob es sich um eine breit- oder schmalflügelige Form handelt.

S c h r i f t t u m

- Caffier, P. u. Kolbow, H. 1934: Anatomisch-physiologische Genitalstudien zur Klärung der therapeutischen Sexualhormonwirkung. Z. Geburtsh. Bd. 103.
- Eisentraut, M. (1936): Zur Fortpflanzungsbiologie der Fledermäuse. Z. Morph. u. Ökol. Bd. 31.
- (1937a): Die Wirkung niedriger Temperaturen auf die Embryonalentwicklung bei Fledermäusen. Biol. Zentraibl. Bd. 57.
- (1937b): Die deutschen Fledermäuse, eine biologische Studie, Leipzig.
- (1949): Beobachtung über Begattung bei Fledermäusen im Winterquartier. Zool. Jahrbücher (Syst. Ökol.) Bd. 78.
- Engländer, H. (1939): Beobachtungen an Kleinen Hufeisennasen (*Rhinolophus hipposideros*, Bechst.) in Gefangenschaft. Zool. Garten N.F. Bd. 10.
- Mohr, E. (1932): Haltung und Aufzucht des Abendseglers (*Nyctalus noctula*, Schreb.) Zool. Garten N.F. Bd. 5.
- Portmann, A. (1939): Die Ontogenese der Säugetiere als Evolutionsproblem. I und II. Biomorphosis Bd. 1, Heft 1 und 2.
- Rollinat, R. u. Trouessart, E. (1896): Sur la reproduction des Chauves-Souris. Mém. Soc. Zool. Bd. 9.
- Ryberg, O. (1947): Studies on Bats and Bat Parasites, Stockholm.
- Spillmann, Fr. (1925): Beiträge zur Kenntnis des Fluges der Fledermäuse und der ontogenetischen Entwicklung ihrer Flugapparate. Acta zool. Bd. 6.
- (1927): Beiträge zur Biologie des Milchgebisses der Chiropteren. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft Bd. 40, Heft 3.
- Wunderlich, L. (1891): Die Fortpflanzung der Flughunde (*Cynonycteris collaris* Il. u. *Pteropus medius* Tem.) im zoologischen Garten Köln. Zool. Garten Bd. 32.
- Anschrift des Verfassers: Dr. H. ENGLÄNDER, Köln-Lindenthal, Kerpener Straße 13
Zool. Institut